

УДК 599.114.7

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОРТИКОСТЕРОНА В СВОБОДНОЖИВУЩЕЙ ПОПУЛЯЦИИ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*)

В.А. Кузнецов, А.В. Чабовский, М.П. Мошкин

Жизненный цикл большинства наземных беличьих состоит из двух частей — периода активности и зимней спячки. Таким образом, эти млекопитающие вынуждены в течение нескольких месяцев решать задачи продолжения рода и обеспечения энергией на время покоя. Размножение — один из наиболее «энергетически затратных» процессов в жизненном цикле большинства млекопитающих, в том числе и у наземных беличьих. При этом распределение затрат между полами различно: если на самок ложится тяжесть беременности и вскармливания потомства, то у самцов основная энергетическая и эмоциональная нагрузка заключается в повышенной внутривидовой конкуренции за возможность продолжения рода (Boonstra et al., 2001a). Дело в том, что эструс у самок большинства представителей данной группы видов продолжается всего несколько часов, при этом у разных самок в популяции эструс наступает асинхронно. Таким образом, самцы наземных беличьих в период размножения оказываются подвержены воздействию ряда стрессорирующих факторов, что в свою очередь повышает «тену размножения» и оказывает влияние на выживаемость. При этом, в отличие от множества стрессорирующих факторов, воздействие которых непродолжительно и непредсказуемо во времени (например, нападения хищников), стресс, связанный с размножением, долговременен и неизбежен для большинства взрослых самцов в популяции (Boonstra et al., 2001b). Существует ряд работ, свидетельствующих о повышенной смертности самцов наземных беличьих по сравнению с самками (Morton, Sherman, 1978). При этом уровень стрессированности должен зависеть от степени конкуренции в период гона, которая в свою очередь определяется плотностью населения (поскольку участки обитания самцов у большинства представителей наземных беличьих широко перекрываются, число самцов, претендующих на спаривание с готовой к этому самкой (напомним, что готовность эта у каждой из них продолжается всего несколько часов), при возрастании плотности населения синхронно увеличивается).

Разработка неинвазивных методов оценки стресса, основанных на определении гормонов, связанных с активностью гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (Harper, Austad, 2000), позволила оценить уровень стрессированности в свободноживущих популяциях животных и проверить ряд гипотез, в том числе и о связи между стрессом и размножением. Однако лишь очень незначительное число таких ра-

бот было выполнено на представителях наземных беличьих, что стимулирует исследователей к выполнению подобных работ с привлечением других объектов из данной группы видов.

Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Guldénstädt, 1770) — один из мелких видов сусликов, распространённых в степи и лесостепи Восточной Европы и населяющих открытые пространства, изредка посевы. Суслики обычно селятся группами от нескольких особей до сотен экземпляров, на территориях от одного до десятков гектаров. Такие скопления обычно называют колониями или поселениями.

Крапчатый суслик — облигатно-зимоспящее животное. Зверьки проводят в спячке 7–9 месяцев в году (в зависимости от возраста) и теряют за это время до 60% веса (Петровский, 1961). В северных областях активный сезон начинается в марте–апреле. Сначала из спячки выходят взрослые и годовалые самцы, тремя неделями позже — самки, сразу же происходит спаривание. Беременность длится 23 дня, лактация — около месяца. По окончании лактации (в мае–июне) сеголетки появляются на поверхности. С июля начинается залегание в спячку. Первыми ложатся взрослые самцы, затем самки, затем самки-сеголетки, и в последнюю очередь — самцы этого года. В настоящем исследовании представлены результаты изучения динамики уровня стресс-гормонов у самцов крапчатого суслика в зависимости от плотности населения в свободноживущей популяции на севере ареала.

Район работ. Работу проводили в Зарайском р-не Московской обл. в 2002–2004 гг. Район работ располагался на низком левом берегу р. Осётр (54°47.68' с.ш., 38°42.23' в.д.). Пойма реки здесь представляет собой сухой луг с тонкой дерновиной на легкоуглинистой дерново-луговой почве, в растительном покрове преобладают рыхлокустовые злаки (Шехарова и др., 2003). Основное сельскохозяйственное назначение земель — пастбище, однако в 2003 г. большая часть луга была распахана.

Методы и повторный отлов. Исследование проводили на стандартной площадке размером 100×100 м (1 га). Использовали метод индивидуального мечения и повторных отловов. Зверьков отличали сетчатыми ловушками конструкции Шипанова (Шипанов, 1987), располагая их у нор животных; в качестве приманки использовали семена подсолнечника. Отлов продолжался 2–3 дня с периодичностью 10–14 дней на протяжении сезона активности зверьков. Поиманных животных метили ампутацией пальцев, также фиксировали пол, возраст, вес и репродуктивный статус животного. Плотность населения зверьков определяли как число взрослых зверьков на площадке в период размножения.

Количественное определение содержания гормонов в образцах. Сбор фекалий проводили только от взрослых самцов. Пробы собирали при регулярных проверках живоловок, производимых с интервалом 2–3 ч от момента открытия. Такой интервал между открытием ловушек и их проверкой позволяет избежать так на-

ываемого «эффекта поймки», поскольку латентное время повышения концентрации кортикостерона в фекалиях составляет у грызунов не менее 3 ч от момента стрессорирующего воздействия (Harper, Austad, 2000; Завьялов и др., 2003).

Для оценки уровня кортикостерона и кортизола собранные в поле фекалии высушивали до постоянной массы при температуре 30–40°. Навеску экскрементов гомогенизировали в бидистиллированной воде и затем центрифугировали. Глюкокортикоиды экстрагировали из сульфатанта диэтиловым эфиром. Экстракты выпаривали и сухой остаток ресуспендировали в фосфатном буфере. Концентрацию кортикостерона определяли радиоиммунным, а концентрацию кортизола — иммуноферментным методом. Анализы проводили в соответствии с инструкциями к используемым антителам (Anti-Corticosterone SIGMA, СтероидИФА — кортизол-01).

Статистический анализ. Поскольку распределение переменных отличалось от нормального ($K-S d = 0,17160$, $p < 0,01$; Lilliefors $p < 0,01$), мы использовали непараметрическую статистику. Все данные приведены как значение \pm ошибка среднего (если не указано иное).

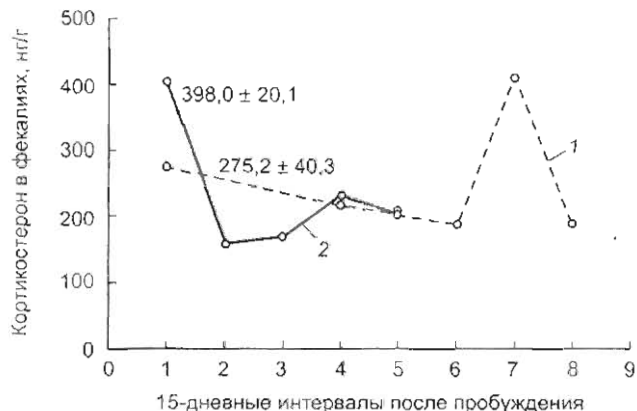
Результаты исследований

1. Основным глюкокортикоидом у крапчатых сусликов оказался кортикостерон; содержание кортизола в большинстве проб находилось на грани точности метода (т.е. равнялось нулю). Значения кортикостерона варьировали от 40,3 до 885,8 нг/г фекалий.

2. Плотность населения сусликов весной 2003 г. (106 особей/га) была в два раза выше, чем в 2002 г. (52 особи/га), а длительность массового периода активности самцов заметно длиннее (115 дней в 2003 г. против 90 дней в 2002 г.).

3. Сезонная динамика уровня глюкокортикоидов была схожей в оба сезона: максимальный уровень кортикостерона отмечен в первые две недели после выхода из спячки (в период гона). При этом в 2003 г. уровень кортикостерона был значительно выше, чем в 2002 г. ($398,0 \pm 28,1$ нг/г фекалий ($N = 43$) и $275,2 \pm 40,3$ нг/г фекалий ($N = 23$) соответственно; тест Мэнн-Уитни: $U = 272,5$, $N_1 = 23$, $N_2 = 43$, $p = 0,003$). Затем уровень кортикостерона снижался, однако в 2002 г. этот процесс происходил сравнительно плавно (минимум приходился на 79–80-й день от выхода на поверхность и составил $189,2 \pm 11,7$ нг/г фекалий, $N = 15$), в то время как в 2003 г. уровень снижался резко, достигнув своего минимума уже к 25–26-му дню ($161,7 \pm 9,4$ нг/г фекалий, $N = 8$). В 2002 г. был зарегистрирован резкий подъем уровня кортикостерона незадолго до залегания зверьков в спячку (103–104-й день активности): $413,1 \pm 53,0$ нг/г фекалий ($N = 9$), однако перед самым залеганием (117–125-й день) уровень кортикостерона вновь снизился до реперных значений ($192,8 \pm 39,4$ нг/г фекалий, $N = 7$). В 2003 г. подобного подъема не отмечено (рисунок); правда, стоит отметить, что нам не удалось провести анализ проб, собранных непосредственно перед залеганием (62–64-й день активности) зверьков в сезон 2003 г.

Следует отметить, что период активности зверьков в 2003 г. значительно превышал по длительности аналогичный период в 2002 г., что несколько за-



Сезонная динамика глюкокортикоидов у самцов крапчатых сусликов в 2002–2003 гг.:

1 — 2002 г., плотность населения 52 особи/га; 2 — 2003 г., плотность населения 106 особей/га

трудняет сопоставление значений стрессированности зверьков в те или иные периоды этих двух сезонов.

4. Уровень стрессированности не был связан с весом (как показателем физического состояния особи) ни в период после выхода, ни перед залеганием в спячку в оба года. В 2003 г. у самцов, доживших до следующей весны, уровень кортикостерона в период гона был ниже ($391,3 \pm 46,5$, $N = 14$), чем у самцов, не переживших зиму ($485,5 \pm 43,5$, $N = 14$), однако различия оказались недостоверными (Мэнн-Уитни, $p = 0,11$).

Обсуждение результатов

Основным глюкокортикоидом большинства исследованных до настоящего момента наземных беличьих является кортизол (Boonstra et al., 2001a). Тем не менее из этого правила есть и исключения, например *S. lateralis* (Boswell et al., 1994), а также, как показывает наше исследование, крапчатый суслик.

Динамика содержания кортикостерона у самцов крапчатых сусликов (мы анализировали пробы, полученные только от взрослых самцов, чтобы избежать необходимости трактовать полученные закономерности с учетом изменения эндокринного статуса животных в связи с беременностью и выкармливанием потомства) на протяжении двух сезонов 2002–2003 гг. в целом повторяет закономерности динамики основного глюкокортикоида, полученные на других видах наземных беличьих (Boswell et al., 1994), и подтверждает наши предположения о высокой «цене размножения» для самцов в популяциях крапчатого суслика. Высокий уровень кортикостерона сразу после пробуждения, вероятно, отражает ослабленное физическое состояние самцов после спячки, но в большей степени связан с очень высокими физиологическими и эмоциональными нагрузками в период гона, характерными для большинства наземных беличьих в связи с особенностями их годового цикла, обсуждавшимися выше (Boonstra et al., 2001b). Повышение плотности населения зверьков в 2003 г. послужило причиной усиления

межсамцовой конкуренции, и именно это, по нашему мнению, могло вызвать соответствующее повышение уровня стрессированности самцов.

Повышение уровня кортикостерона к концу периода наземной активности, зафиксированное нами в сезон 2002 г., также отмечалось другими исследователями и свидетельствует об участии глюкокортикоидов в процессе регуляции смены фаз жизненного цикла у наземных белых (Shivatcheva et al., 1988), однако роль эта остается не до конца ясной; не удается показать, например, связи между массой тела зверька (факторе, несомненно играющем ключевую роль в процессе залегания в спячку) и уровнем глюкокортикоидов (Nunes et al., 2002), что также подтверждается нашими данными. Мы считаем, что более глубокое изучение этих закономерностей вполне может стать основой для будущих исследований.

Тот факт, что подъем кортикостерона не был зафиксирован в сезон 2003 г., может объясняться «нестандартностью» этого сезона: вероятно, в связи с повышенной внутривидовой конкуренцией продолжительность наземной активности зверьков в сезон 2003 г. была почти в полтора раза короче, чем в 2002 г. При этом зверьки ложились в спячку, не набрав «нужного» веса, что соответствующим образом сказалось на их выживаемости (Чабовский и др., 2005). Исходя из этого, мы вполне вправе предположить некоторую «разбалансировку» регуляторных процессов у зверьков в наблюдаемой популяции в этот сезон.

Выражаем искреннюю признательность всем, кто принял участие в сборе и обработке материала. Л.Е. Савиной, О.Н. Шекаровой, А.Ф. Бабицкому, И.А. Володину, И.Е. Колосовой. С.В. Попову

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 05-04-48575).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Петровский Ю.Т. Особенности экологии крапчатого суслика в Белоруссии // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 5. С. 736–748.

Чабовский А.В., Бабицкий А.Ф., Савиная Л.Е. Сроки наземной активности, наживка и смертность самцов крапчатого суслика в зависимости от плотности // Докл. РАН. 2005. Т. 405. № 4. С. 1–3.

Шекарова О.Н., Краснова Е.Д., Щербаков А.В., Савиная Л.Е. О поселениях крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Güldenstädt, 1770) на юге Московской области (Зарайский район) // Бюл. МОИП. 2003. Т. 108. № 2. С. 9–16.

Штанов Н.А. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 5. С. 759–761.

Boonstra R., Hubbs A.H., Lacey E.A., McColl C.J. Seasonal changes in glucocorticoid and testosterone concentrations in free-living arctic ground squirrels from the boreal forests of the Yukon // Can. J. Zool. 2001a. Vol. 79. P. 49–58.

Boonstra R., McColl C.J., Karels T.J. Reproduction at all costs: the adaptive stress response of male arctic ground squirrels // Ecology. 2001b. Vol. 82(7). P. 1930–1946

Boswell T., Woods S.C., Kenagy G.J. Seasonal changes in Body Mass, Insulin, and Glucocorticoids of free-living Golden-Mantled Ground Squirrels // General and Comparative Endocrinol. 1994. Vol. 96. P. 339–346.

Harper J.M., Austad S.N. Fecal glucocorticoids: a noninvasive method of measuring adrenal activity in wild and captive rodents // Physiol. and Biochem. Zool. 2000. Vol. 73(1). P. 12–22.

Morton M.L., Sherman P.W. Effects of a spring snowstorm on behavior, reproduction, and survival of Belding's ground squirrels // Can. J. Zool. 1978. Vol. 56. P. 2578–2590.

Nunes S., Muecke E.-M., Holekamp K.E. Seasonal effects of food provisioning on body fat, insulin, and corticosterone in free-living juvenile Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*) // Can. J. Zool. 2002. Vol. 80. P. 366–371.

Shivatcheva T.M., Ankov V.K., Hadjioloff A.J. Circannual fluctuations of the serum cortisol in the European ground squirrel, *Citellus citellus* L. // Comp. Biochem. Physiol. 1988. Vol. 90. P. 515–518.

Институт биологии развития РАН, Москва
e-mail: vkuzm@mql.ru

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, Москва
e-mail: a.sadov@telcom.ru

Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН, Новосибирск
e-mail: mmp@eco.nsc.ru

SEASONAL CORTICOSTERONE DYNAMICS IN NATURAL POPULATION OF THE SPECKLED GROUND SQUIRREL (*SPERMOPHILUS SUSLICUS*)

V.A. Kuznetsov, A.V. Tchabovsky, M.P. Moshkin

Summary

New methods of noninvasive estimation of the animal's endocrine status based on analysis of hormone contents in feces were used to study the seasonal dynamics of stress in connection with social (density of population) characteristics of speckled ground squirrel. The study was implemented at natural population inhabited southern part of Moscow region in 2002–2003. The level of stress was the highest at the beginning of active season (on heat) and decreased in the course of time; it depends on density of animal's population. The results are discussed in connection with the peculiar properties of the speckled ground squirrel and close species ecology.